

Contribución al estudio anatómico del haustorio de *Castilleja arvensis* Cham. & Schlecht. (Scrophulariaceae) una hemiparásita de gramíneas*, **

OLGA ISABEL GRANADOS-MOLINA, ALICIA CARVAJAL-SANDOVAL
Y CONCEPCION RODRIGUEZ-JIMENEZ***

Departamento de Botánica
Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, IPN.
Prol. de Carpio y Plan de Ayala
Col. Santo Tomás
Apartado Postal 42-186
11340 México, D.F.

GRANADOS-MOLINA, O.I., A. CARVAJAL-SANDOVAL y C. RODRÍGUEZ-JIMÉNEZ, |1995.| Contribución al estudio anatómico del haustorio de *Castilleja arvensis* Cham. & Schlecht. (Scrophulariaceae) una hemiparásita de gramíneas. *An. Esc. nac. Cienc. biol.*, Méx., **40**: 83-94.

RESUMEN: Se investigan las características morfológicas y anatómicas del haustorio de *Castilleja arvensis*, mala hierba hemiparásita de maíz en México. La raíz es pivotante y se observan agrupaciones de haustorios secundarios cilíndricos, carente de periciclo y de endodermis. El colénquima haustorial se ubica en la periferia y el sistema vascular se presenta con xilema compuesto ubicado en el centro. No se detectó almidón ni lípidos.

INTRODUCCIÓN

El haustorio es un puente fisiológico o canal especializado por el que fluyen los nutrientes del hospedero al parásito (Dobbins & Kuijt, 1973a; 1973b; Kuijt, 1969; 1977). El término haustorio se usó por primera vez por A.P. De Candolle en 1813 (Kuijt, 1969) con referencia especial pero no exclusiva para *Cuscuta*. Los haustorios de las plantas parásitas son diferentes en origen, modo de ataque, organización estructural o mecanismo funcional (Kuijt, 1969). Se ha indicado que la estructura del haustorio varía considerablemente de una especie a otra, habiendo poca diferencia entre los haustorios de individuos del mismo grupo taxonómico, aunque esta aseveración no puede generalizarse debido a que se conoce poco de la estructura del haustorio de muchos parásitos (Dobbins & Kuijt, 1973c.)

* Trabajo de tesis profesional. Lic. en Biología, ENCB-IPN.

** Presentación en el Congreso Nacional 500 años de Biología en México. Septiembre 1992. México, D.F.

*** Becaria de COFAA-IPN.

Se sabe que hay dos tipos de haustorios (Ba, 1988; Kuijt, 1969): primarios y secundarios. El primario se origina directamente del extremo radicular, mientras que el secundario se origina lateralmente sobre la raíz parásita. Las Scrophulariaceae presentan ambos tipos. (Kuijt, 1969.)

La duración del haustorio es muy variable; hay referencias sobre la naturaleza efímera del haustorio en Scrophulariaceae. Géneros de Rhinanthoidea como *Orthocarpus*, *Cordylanthus*, *Euphrasia* y *Rhinanthus* se consideran parásitos de vida anual, cuyos haustorios tienen una duración estrictamente circunscrita al año; pero también se habla de parásitos perennes, donde por lo menos una unión original persiste hasta que el parásito muere como en *Lathraea*. (Ba, 1988; Kuijt, 1969.)

Los haustorios de Scrophulariaceae muestran variaciones considerables tanto en tamaño como anatómicamente. En *Striga* son conocidos morfológicamente los primarios pero su estructura anatómica ha recibido poca atención, mientras que los haustorios secundarios de la mayoría de las plantas parásitas de Scrophulariaceae se han estudiado extensamente y no parecen ser muy simples estructuralmente. (Kuijt, 1969; 1977.)

El género *Castilleja* es típico del continente americano con excepción de una especie conocida de Siberia, comprende aproximadamente 200 especies que a menudo son hemiparásitas de raíces. *C. arvensis* se distribuye desde México hasta América del Sur; en la República Mexicana se le encuentra en bosques de *Abies*, *Quercus*, *Pinus*, en matorrales, a la orilla de camino y principalmente como arvenses en cultivos de maíz (Fig. 1) donde ocasiona graves pérdidas en el rendimiento del cultivo.



FIG. 1. *C. arvensis* en un campo de maíz.

OBJETIVOS

El principal objetivo de este trabajo ha sido conocer la estructura morfológica y anatómica del haustorio de *C. arvensis* y su relación con el hospedero. Así como también comparar la anatomía del mismo con otras especies estudiadas del género y como consecuencia incrementar la información de las especies hemiparásitas del género *Castilleja*.

ANTECEDENTES

Con base en los estudios anatómicos de *Agalinis*, *Alectra*, *Aureolaria*, *Buchnera*, *Castilleja*, *Dasistoma*, *Euphrasia*, *Macranthera*, *Melampyrum*, *Orthocarpus*, *Pedicularis*, *Schwalbea*, *Striga* y *Tomanthera*, se ha podido obtener una descripción muy general del haustorio de las Scrophulariaceae. (Musselman, 1973.)

En relación al haustorio de *Castilleja arvensis* no se ha descrito nada hasta la fecha. En especies del género *Castilleja* del centro y poniente de Norteamérica, donde las especies son abundantes y no tienen hospederos específicos, se ha estudiado e intentado determinar el papel del haustorio en el parasitismo de este género. (Dobbins & Kuijt 1973a; 1973c.)

En *C. coccinea* se realizaron trabajos sobre la germinación de semillas y se observó que el porcentaje de germinación es muy bajo. En las pocas plántulas que se han obtenido se observa una proliferación de pelos radicales en la raíz primaria; se considera la posibilidad de que tales pelos sirvan como haustorios jóvenes para atacar a la raíz hospedera (Dobbins & Kuijt, 1973a), ya que se sabe que el parásito no madurará después de la germinación sin un pronto contacto con su hospedero. (Malcolm, 1966.)

Dobbins & Kuijt (1973a) trabajando con *Castilleja lutescens* y *C. cusickii* mencionan que el sistema radicular del género es fibroso y como planta perenne tiene algunas raíces más gruesas que otras. Los mismos autores hacen la observación de que casi todos los haustorios son esféricos con excepción de algunos que son de forma acampanada (Dobbins & Kuijt 1973a; 1973c), y que pueden alcanzar un diámetro de más de 3.0 mm. La organización anatómica consta de epidermis, región cortical y región asociada con el sistema vascular, pero con algunas complejidades adicionales como la presencia de colénquima haustorial que es una característica de las Escrofulariaceae parásitas.

El endófito (porción del haustorio dentro del hospedero) se origina a partir de algunas células parenquimatosas subepidérmicas localizadas entre la zona colenquimatoso y la superficie de contacto con el hospedero. (Dobbins & Kuijt 1973a; 1973b; 1973c.)

Por otra parte, no se ha observado continuidad de floema entre el hospedero y el parásito. (Ba 1988; Dobbins & Kuijt 1973a; Kuijt, 1969; Malcolm, 1966; Musselman, 1973; Pieterse, 1979; Sallé, 1979.)

Dobbins & Kuijt en 1973b, también demostraron la existencia de abundantes lípidos en el haustorio y especialmente en el endófito, y sugirieron que pueden servir como un producto de almacenamiento de alta energía.

En un estudio realizado por Granados Molina (1989) sobre la anatomía de las partes vegetativas de *C. arvensis* se observó que el tallo corresponde al tipo de una dicotiledonea semileñosas que presenta *cambium* vascular en forma de anillo continuo, se observan también radios medulares en formación y una médula muy amplia; las hojas presentan epidermis monoestratificada cuya cutícula es gruesa, el mesófilo no está diferenciado en

parénquima en empalizada y esponjoso, sino que está constituido por células redondeadas uniformes; entre el parénquima se observaron haces vasculares con células esclerenquimatosas en los casquetes. Ambos órganos no muestran alteración morfológica de las características de las dicotiledoneas. La raíz es el órgano que mostró modificaciones tales como: las tumoraciones a su alrededor, la ausencia de raíces laterales, el parénquima cortical formado por células muy grandes, y el cilindro vascular formado por vasos distribuidos en un cilindro sólido; así como ausencia de periciclo y endodermis.

MATERIALES Y MÉTODOS

1. Trabajo de campo

Durante el mes de noviembre de 1988 y 1989 se colectaron muestras de *Castilleja arvensis* en campos sembrados con maíz en Zumpango, Edo. de México; así como en terrenos cultivados con maíz azul cercanos al Centro Interdisciplinario de Ciencias de la salud (CICS) del IPN, delegación de Milpa Alta. En ambas localidades se encontró que *C. arvensis* (Fig. 1) parasitaba a esta planta cultivada, así como a algunos individuos de *Avena fatua* (Gramineae), presentes en los campos del CICS.

En colectas realizadas durante 1989 en cultivos cercanos al CICS se notó deficiencia en el desarrollo de las plantas de maíz que cohabitan con *C. arvensis*, comparándolas con aquéllas que no lo hacían. Al extraer un bloque de suelo que contenía raíces de una pequeña planta de avena y de una planta de *C. arvensis* en floración (Fig. 2), se pudieron encontrar los puentes fisiológicos que unen al parásito con el hospedero (Fig. 3). Considerando así que el parasitismo que ejerce esta planta ocasiona graves daños en la productividad del maíz.

2. Trabajo de laboratorio

Del material colectado se seleccionaron las raíces en donde estuvieran mejor representados los haustorios, las cuales se lavaron con agua corriente para eliminar la tierra adherida y se fijaron con FAA (formol-ácido acético-alcohol) y con Nawaschin.

El material fijado con FAA se lavó con alcohol etílico al 50% mientras que el fijador Nawaschin se eliminó con alcohol etílico al 70%. Posteriormente se siguió la marcha histológica de inclusión en parafina, se deshidrató primero el material en una serie ascendente de alcohol etílico hasta llegar al xilol y se continuó con la serie gradual de parafina hasta incluir los fragmentos de la parte media de la raíz en parafina de p.f. 60°C. Los bloques obtenidos se cortaron transversalmente con el microtomo y se obtuvieron los cortes de 10 a 12 μ .

Para colorearlos se emplearon diversas técnicas, tales como: a) fucsina-verde rápido, b) safranina-pardo de Bismarck y c) pardo de Bismarck-verde de metilo, d) rojo oleoso, e) sudán IV y f) lugol.

Con las preparaciones así elaboradas se procedió al estudio anatómico del haustorio de *C. arvensis*, tomando en consideración sólo el haustorio superior ya que el endófito es muy difícil de estudiar porque se encuentra dentro de la raíz hospedera; por otra parte, se colectaron muy pocas asociaciones hospedero-parásito (Fig. 3), por la dificultad que esto representó. Las observaciones se hicieron con el microscopio de luz, se esquematizaron y, en algunos casos se tomaron fotomicrografías.

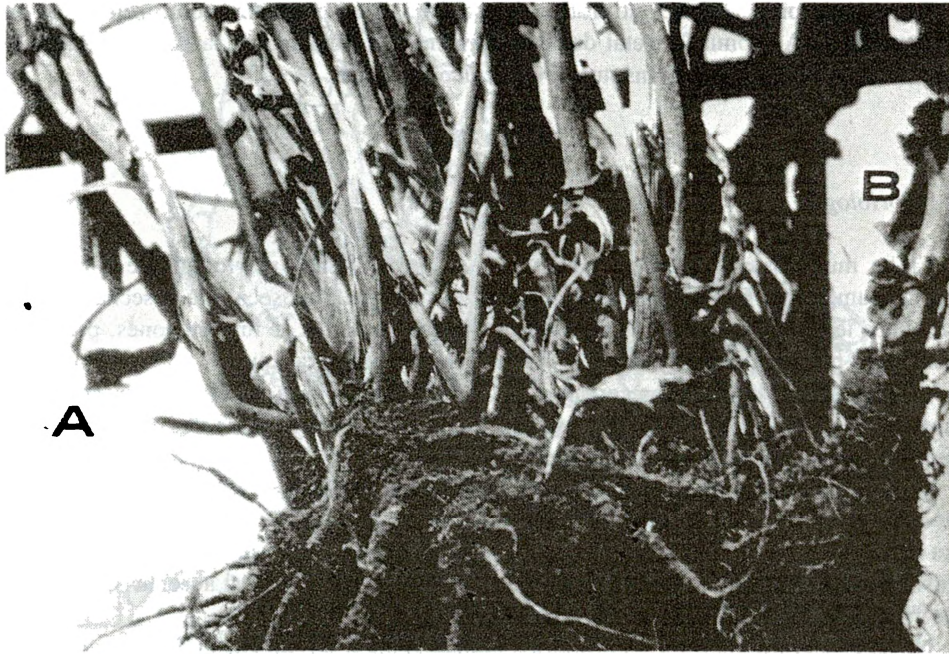


FIG. 2. Asociación de *Avena fatua* (A) y *Castilleja arvensis* (B).

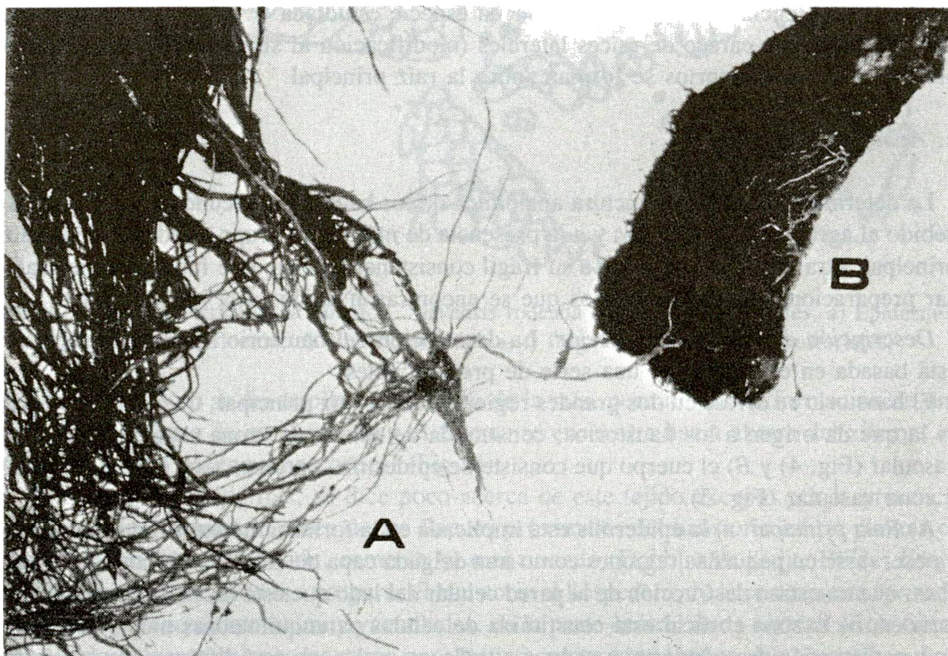


FIG. 3. Haustorio de *Avena fatua* (A) y *Castilleja arvensis* (B).

La serie de preparaciones utilizadas en este trabajo se encuentra como referencia en la Sección de Anatomía Vegetal del Departamento de Botánica de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas del Instituto Politécnico Nacional.

RESULTADOS

1. *Morfología*

En las muestras colectadas se encontraron diferencias en la morfología de la raíz. En las de Zumpango, Edo. de México, donde el terreno era muy seco y la cosecha de maíz se estaba levantando, las raíces principales estaban cubiertas de tumoraciones, presentaban pocos pelos radicales cercanos a dichos tumores, mientras que las raíces de las plantas colectadas en los cultivos cercanos al CICS de Milpa Alta, donde el terreno estaba muy húmedo y la cosecha en pie, estaban totalmente cubiertas de pelos radicales y los tumores se encontraban ocultos entre ellos.

Cada tumor a lo largo de la raíz principal es una agrupación de haustorios secundarios donde todos son cilíndricos a excepción de algunos que son esféricos y miden menos de un mm de diámetro. Por consiguiente, los pelos radicales están asociados con los haustorios en las plantas en fase vegetativa y en floración, pero están casi ausentes en la etapa de fructificación, pudiendo desecharse como tejido muerto.

No se observaron haustorios primarios, coincidiendo esta información con lo mencionado en la literatura (Dobbins & Kuijt, 1973a; 1973b; 1973c) para el género *Castilleja*.

Dobbins & Kuijt (1973a; 1973c), citan que el sistema radicular de *C. lutescens* y *C. cusickii* es fibroso, y los haustorios secundarios se desarrollan en pequeñas raíces secundarias. A diferencia de esta información, la especie estudiada *C. arvensis* muestra una raíz pivotante que carece de raíces laterales (modificación al sistema radicular típico o pivotante) y sus haustorios se forman sobre la raíz principal.

2. *Anatomía*

La determinación de la estructura anatómica de los haustorios secundarios se dificultó debido al agrupamiento de éstos y a la presencia de más de un grupo alrededor de la raíz principal; otra dificultad se debió a su frágil consistencia, por lo que fue necesario realizar preparaciones de los haustorios que se encontraron unidos a la raíz hospedera.

Descripción del haustorio superior. La descripción del haustorio secundario superior está basada en el estudio de una serie de preparaciones.

El haustorio se divide en dos grandes regiones: A) la raíz principal, que en *C. arvensis* es la que da origen a los haustorios, constituida de epidermis, zona cortical y cilindro vascular (Fig. 4) y B) el cuerpo que consiste de epidermis, corteza, zona colenquimatosa y zona vascular (Fig. 5).

A) *Raíz principal.* a) la epidermis está implicada en la formación haustorial y sólo llega a observarse en pequeñas regiones como una delgada capa de células más largas que anchas, que muestran destrucción de la pared celular del lado que está hacia los grupos haustoriales; b) la zona cortical está constituida de células parenquimatosas muy grandes, y no hay distinción de endodermis; c) en el cilindro vascular, no está diferenciado morfológicamente el periciclo, el xilema consta de varias cadenas de vasos formando un cilindro

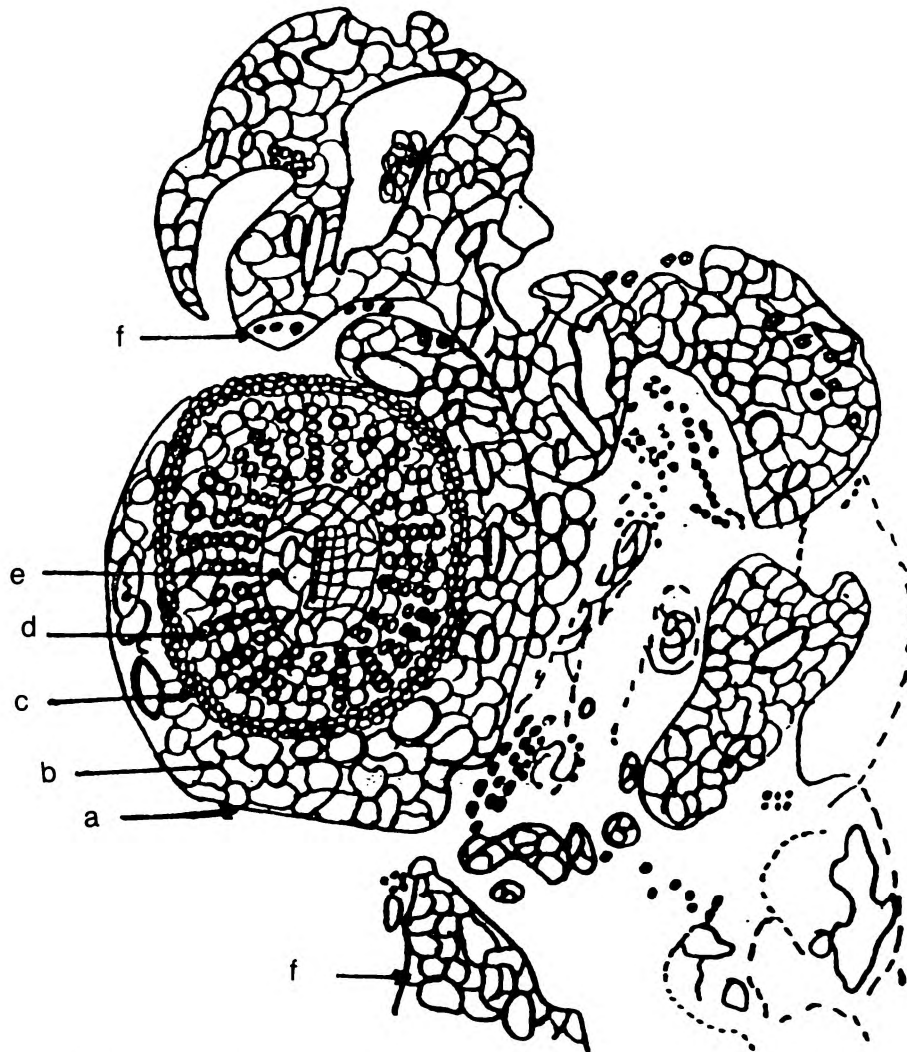


FIG. 4. Corte transversal de la raíz de *C. arvensis* rodeada de grupos haustoriales. a) Epidermis, b) corteza, c) floema, d) xilema, e) médula, f) fragmentos de grupos haustoriales.

sólido pero que no se desarrolla en el centro de la raíz, permitiendo la formación de una médula compuesta de parénquima; y el floema se encuentra hacia afuera del xilema, en contacto con el parénquima cortical (Fig. 4).

B) Cuerpo. a) epidermis, se dice poco acerca de este tejido excepto por la presencia de muchos pelos sobre o cerca de los flancos proximales del haustorio en las plantas en fase vegetativa y en floración, como se ha mencionado (Dobbins & Kuijt, 1973c; Kuijt, 1977) se piensa que ayudan a asegurar el haustorio al hospedero, b) la corteza está formada de células parenquimatosas muy vacuoladas, en la parte central de la corteza se observan células densamente coloreadas y con paredes irregularmente engrosadas, que corresponden al colénquima haustorial (Fig. 5,c) la zona vascular se ubica en la porción central

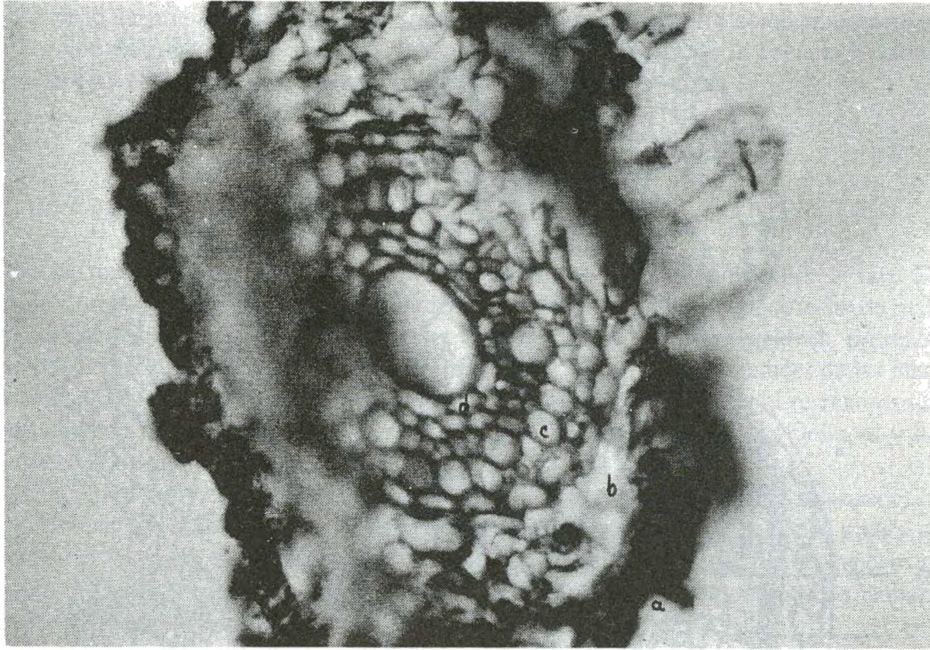


FIG. 5. Fotomicrografía de corte transversal de haustorio de *C. arvensis*. a) Epidermis, b) corteza, c) colénquima haustorial, d) zona vascular con un solo xilema 100X.

del haustorio y está formada por hileras de xilema que constan de miembros de vaso y parénquima disperso, que se extiende a través del haustorio superior, aunque no se encontraron hileras continuas (Fig. 6); también llegan a observarse vasos aparentemente aislados. Además se presenta una estructura en forma de red que en todas las preparaciones aparece sin colorear (Fig. 7), y corresponde a trabéculas.

En ninguna de las preparaciones se observó floema, por lo que se confirma la ausencia de este tejido en los haustorios.

DISCUSIÓN

Dobbins & Kuijt (1973a; 1973c) mencionan que el sistema radicular del género *Castilleja* es fibroso, sin embargo, en *C. arvensis* es pivotante, pero además, presenta varias modificaciones morfológicas y anatómicas con respecto a las raíces de las dicotiledoneas normales, tales como la ausencia de: raíces laterales, endodermis y periciclo.

Una raíz pivotante se caracteriza por presentar raíces laterales cuya formación se inicia en el periciclo, que es la capa más externa del cilindro vascular y que está constituido de células parenquimatosas que pueden reanudar sus actividades meristemáticas, por lo que es responsable de la neoformación de tejidos. Inmediatamente, arriba del periciclo se encuentra la endodermis que es la capa más interna de la corteza y cuyas células poseen engrosamientos de sus membranas en forma de bandas tangenciales suberificadas que son las Bandas de Caspary, que actúan como barrera para el transporte a través de la raíz

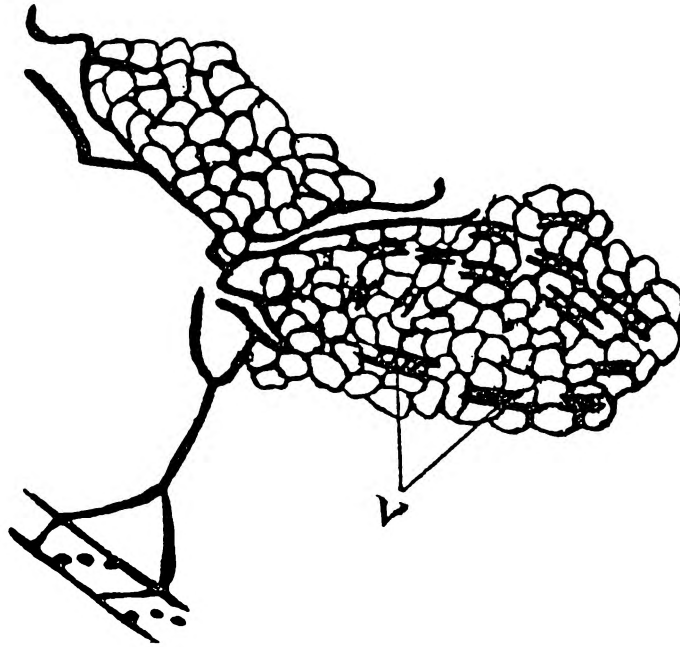


FIG. 6. Corte transversal de raíz de *C. arvensis* rodeada de grupos haustoriales. Se observa una zona de hileras de vasos que corresponden al sistema vascular del haustorio.

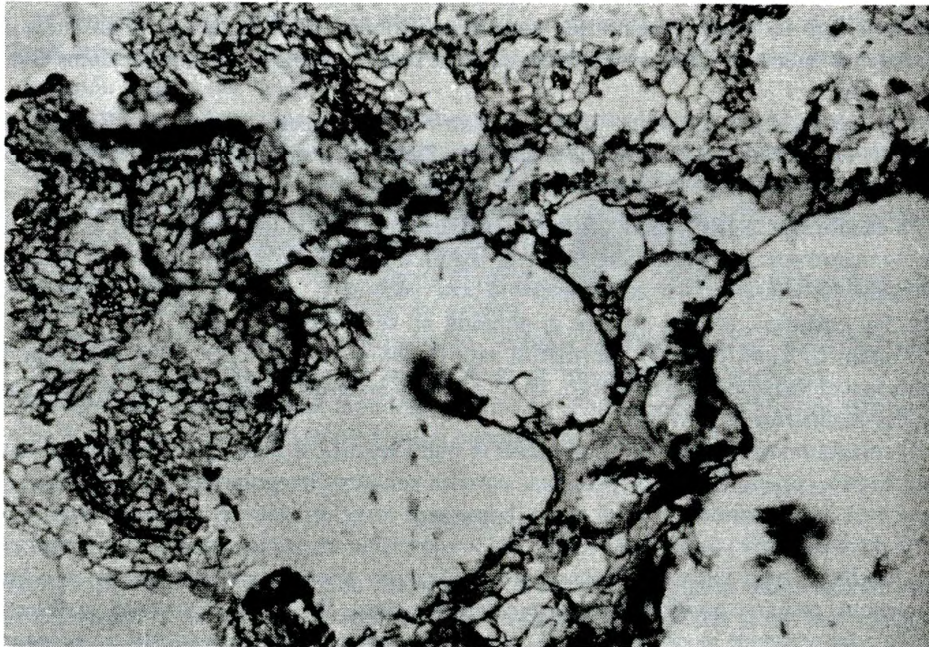


FIG. 7. Fotomicrografía de corte transversal de raíz de *C. arvensis* rodeada de grupos haustoriales. Se observa las trabéculas (estructura en forma de red).

de agua y sales disueltas en ella (Fahn, 1978). En *C. arvensis* el periciclo pudo haber degenerado y por lo mismo no se desarrollan raíces laterales; la ausencia de endodermis puede deberse al hemiparasitismo que efectúa esta especie, ya que al obtener agua y sales minerales directamente del xilema de la raíz hospedera, posiblemente no requiera de una barrera selectiva para su transporte a través de la raíz.

En todas las especies estudiadas del género *Castilleja* se han encontrado haustorios secundarios en las pequeñas raíces secundarias, *C. arvensis* sin presentar raíces secundarias muestra grupos compactos de haustorios a lo largo de la raíz principal. Para muchas Rhinanthoidea se ha informado que los haustorios están extensamente separados del sistema radicular, pero en géneros tales como: *Cordylanthus* según Chuang & Heckard en Dobbins & Kuijt (1973a) y especialmente *Lathraea* (Heinricher en Dobbins & Kuijt, 1973a) los haustorios se forman en series compactas a lo largo de las raíces parásitas, como es el caso también de *C. arvensis*.

En relación a los pelos radicales asociados con haustorios jóvenes se ha mencionado (Dobbins & Kuijt, 1973a) que varios géneros de Rhinanthoidea presentan estos pelos radicales; *Euphrasia*, *Lathraea*, *Castilleja*, *Melampyrum*, *Odontites*, *Rhinanthus* y *Cordylanthus* (Kuijt, 1969).

Dobbins & Kuijt en 1973a; 1973b observaron en plántulas de *Castilleja* una proliferación de pelos radicales en la raíz primaria y también informaron que corresponden a los sitios de formación haustorial. Ellos mencionan que los pelos radicales están presentes cerca o sobre los flancos proximales del haustorio después de su iniciación y consideran que posiblemente lo ayudan a asegurarse al hospedero. En los haustorios más viejos los pelos radicales están ausentes debido a que han sido desechados como tejido muerto. En *C. arvensis* probablemente estos pelos radicales en las plantas en fase vegetativa y en floración tengan la misma función que mencionan Dobbins & Kuijt, y que la ausencia de los mismos en los individuos en fructificación se deba a que hayan sido desechados como tejido muerto.

A diferencia de lo que se ha informado para muchas especies del género *Castilleja*, la mayoría de los haustorios de *C. arvensis* son cilíndricos y sólo algunos son esféricos; su diámetro es variable pero siempre menor de un mm.

En cuanto a la organización anatómica del haustorio, se ha informado para la mayoría de los miembros de Rhinanthoidea que la región cortical consta de parénquima no diferenciado, característica que coincide con lo observado en *C. arvensis* y que contiene almidón; sin embargo, en esta especie el almidón no se observa.

Dobbins & Kuijt, (1973b) informaron para *C. lutescens* y *C. cusickii* la existencia de lípidos en el haustorio; sin embargo, en *C. arvensis* las pruebas para demostrar estas sustancias resultaron negativas.

El colénquima haustorial en *C. arvensis* se pudo identificar como una zona densamente coloreada y caracterizada por presentar paredes celulares irregularmente engrosadas, se menciona ampliamente en la literatura como una característica del género *Castilleja*.

Heckard en 1962 (Dobbins & Kuijt, 1973c) describió el sistema vascular del haustorio de *Castilleja* como xilema compuesto por numerosas hileras de miembros de vaso que ocupan una posición periférica al centro colenquimatoso. En *Castilleja arvensis* se observa que la zona vascular se presenta en el centro del haustorio y en su periferia se encuentra al colénquima haustorial.

En la información bibliográfica sobre el género se menciona una lámina de xilema ubi-

cada arriba del colénquima haustorial y cerca del xilema de la raíz que da origen al haustorio, de la que descienden cadenas de vasos que atraviesan el haustorio y se dirigen al hospedero; en *C. arvensis* no fue posible verificar esta característica ya que los haustorios se presentan en grupos compactos alrededor de la raíz principal y se presentan demasiado frágiles, de tal modo que en las preparaciones se observan sólo fragmentos del conjunto haustorial.

La estructura en forma de red que se observa en todas las preparaciones elaboradas, corresponde a las trabéculas.

A futuro sería interesante realizar un estudio anatómico más profundo de los diferentes estadios de desarrollo de *C. arvensis*, para observar la formación de los grupos haustoriales y poder analizar sus características.

CONCLUSIONES

1. Se describe por primera vez el haustorio superior de *C. arvensis*.
2. Se comprueba la ausencia de haustorios primarios en *C. arvensis*.
3. Se establece que a diferencia de otras especies de *Castilleja*, los haustorios de *C. arvensis* son de forma cilíndrica, ocasionalmente esféricos y su tamaño menor de un mm.
4. Se menciona que en *C. arvensis* los haustorios se encuentran formando grupos compactos alrededor de la raíz principal y no se presentan en pequeñas raíces secundarias ni alejadas del sistema radicular como es el caso para otras especies del género.
5. Se hace notar que en el haustorio de *C. arvensis*, la ubicación del sistema vascular es céntrico y a su alrededor se encuentra el colénquima haustorial, a diferencia de las otras especies estudiadas para las que se menciona que el colénquima ocupa la porción central del haustorio.
6. Se corrobora la presencia de pelos radicales en los haustorios jóvenes (plantas en fase vegetativa y en floración) y se puede considerar que ayudan a asegurar el haustorio al hospedero, de acuerdo a lo mencionado en la literatura así como también se puede caracterizar a los haustorios viejos con la ausencia de pelos radicales, debido posiblemente a que éstos hayan sido desechados como tejido muerto.
7. Se confirma la ausencia de floema en el haustorio de *C. arvensis*, coincidiendo con lo informado para otras especies del género.
8. Se omite la discusión de la existencia de "células de transferencia" en el haustorio debido a que se han observado sólo a nivel de microscopía electrónica.
9. Se demuestra la ausencia de almidón y lípidos en el haustorio *C. arvensis* a diferencia de lo que se ha informado para otras especies de *Castilleja*.

SUMMARY

The morphological and anatomic characteristics of the *Castilleja arvensis* haustorium, a hemiparasitic weed of corn in México was investigated. The root is tap and contains groups of secondary haustoria, cylindrical, without pericycle and endodermis. The collenchyma haustorial localized in the peripheral of the haustorium. The vascular system is located at the center as compound xylem. Not starch or lipids were detected.

BIBLIOGRAFÍA

- BA, T.A., 1988. Structure et Ultrastructure de l'haustorium de *Striga hermontica*, une Scrophulariaceae parasite du mil (*Penisetum typhoides*). *Can. J. Bot.* **66**: 2111-2117.
- DOBBINS, D.R. and J. KUIJT, 1973a. Studies on the haustorium of *Castilleja* (Scrophulariaceae). I. The endophyte. *Can. J. Bot.* **51** (5): 917-922.
- _____, 1973b. Studies on the haustorium of *Castilleja* (Scrophulariaceae). II. The endophyte. *Can. J. Bot.* **51** (5): 923-937.
- _____, 1973c. A study on the haustorium of *Castilleja* (Scrophulariaceae) in Symposium on Parasitic Weeds. Eur. Weed Res. Coun. Symp. Parasitic Weeds. 117-131 pp.
- FAHN, A., 1978. *Anatomía vegetal*. Ediciones Blume. Madrid, España. 310-350 pp.
- GRANADOS-MOLINA, O.I., 1989. Informe de Servicio Social. No publicado. ENCB.
- _____, 1991. Contribución al estudio anatómico del haustorio de *Castilleja arvensis* Cham. & Schlecht. (Scrophulariaceae) una hemiparásita de gramíneas, en particular de *Zea mays*. Tesis profesional. ENCB-IPN, 38 pp.
- KUIJT, J., 1969. The haustorium in the biology of parasitic flowering plants. University California Press. 158-190 pp.
- _____, 1977. Haustoria of fanerogamic parasites. *Ann. Rev. Phytopathol.*, **17**: 91-118.
- MALCOLM, W.M., 1966. Root parasitism of *Castilleja coccinea*. *Ecology*, **47** (2): 179-186.
- MUSSELMAN, L.J., 1973. On the anatomy of the haustoria of parasitic Scrophulariaceae in Symposium on Parasitic Weeds. Eur. Weed Coun. Symp. Parasitic Weeds. 140-147 pp.
- PIETERSE, A.H., 1979. The Broomrapes (Orobanchaceae) a review. *Abstracts on Tropical Agriculture*, **5** (3): 24039-24487.
- RODRÍGUEZ, C. 1985. Scrophulariaceae in flora Fanerogámica del Valle de México. Rzedowski y Rzedowski **2**: 346-349. ENCB, IPN. Instituto de Ecología.
- ROTH, I., 1966. Anatomía de las plantas superiores. Biblioteca Universidad Central de Venezuela, Caracas. 357 pp.
- SALLÉ, G.C., 1979. The endophytica system of *Viscum album*. Its anatomy, ultrastructure and relations with the host tissues. Second Symp. Parasitic Weeds: 115-125 pp.
- STERMITZ, F.R. and G. HARRIS. 1987. Transfer of pyrrolizidine and quinolizidine alkaloids to *Castilleja* (Scrophulariaceae) Hemiparasites from Composite and Legume Host plants. *Journal of Chemical Ecology* **13** (8): 1917-1925.
- VISSER, J. and I. DORR, 1987. The haustorium in Parasitic Weeds in the Agriculture. Vol. 1 *Striga*. ed. Musselman, L.J. CRC Press: 91-105 pp.
- YATSKIEVICH, G., 1985. Notes on the Biology of the Lennoaceae. *Cactus & Succulent Journal*. **57**: 73-80.

Recibido: noviembre de 1992. Aceptado: enero de 1993.